УДК 56.017.551.891

П. В. Пучков

НЕКОМПЕНСИРОВАННЫЕ ВЮРМСКИЕ ВЫМИРАНИЯ

СООБЩЕНИЕ 1. КРУПНЕЙШИЕ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫЕ: ЭВРИ- ИЛИ СТЕНОБИОНТЫ?

Дискуссия о причинах вюрмских (точнее вюрмско-голоценовых) вымираний продолжается уже третье столетие. Об их размахе среди зверей весом более 10 кг говорит таблица, составленная по ряду источников (Kurten, 1968; Kurten, Anderson, 1980; Martin, 1984; Верещагин, Барышников, 1985; Пучков, 1989б и др.). Среди особенностей этих вымираний (Martin, 1984; Пучков, 1989а) примечательно возрастание «убойной силы» последних по мере увеличения размеров животных (таблица). Не менее важно и отсутствие, за редчайшими исключениями, равноценной экологической замены вымиравшим крупным формам. Достаточно напомнить, что в неогене и антропогене одни хоботные, копытные и хищные вымирали, замещаясь другими, более продвинутыми, как например многие мастодонты, вытесненные слонами (Габуния, 1969; Savage, Russel, 1983). В конце вюрма никто не заместил ни слонов и носорогов Северной Евразии, ни множества крупных зверей других континентов. Североамериканские мастодонты вымерли одновременно с мамонтами, а южноамериканские — в отсутствие последних (Martin. 1984). В то же время почти все мелкие плейстоценовые млекопитаю-

Размах вымираний крупных и средних материковых млекопитающих в период 40—4 тысячи лет назад (т. л. н.)

Зоогеографическая область	Гиганты более 1 т	Полугиганты 4—10 ц	Крупные 1,5—4 ц	Умеренно крупные 0,5—1,5 ц	Средние 10—50 кг
Эфиопская	5/1 (20)	5/1 (20)	25/3 (12)	32/0 (0)	69/2 (2,9)
Индо-Малайская	5/2 (40)	6/1 (16,7)	10/1 (10)	20/3 (15)	56/1 (1,8)
Палеарктическая	8/8 (100)	10/5 (50)	14/5 (35,7)	23/3 (7,7)	41/1 (2,4)
Неарктическая	5/5 (100)	10/8 (80)	26/22 (84,6)	20/13 (65)	25/9 (36)
Неотропическая	9/9 (100)	12/12 (100)	17/14 (82)	20/11 (55)	35/5 (14,3)
Австралийская	4/4 (100)	4/4 (100)	4/4 (100)	11/8 (72,8)	37/20 (54,1)
Всего	33/26 (78,8)	45/30 (66,7)	84/45 (53,6)	108/36 (33,3)	227/33 (16,3)

Примечание: числитель — общее количество видов соответствующей весовой категории в области около 40 т. л. н., знаменатель — количество, а в скобках — % вымерших видов от их прежнего числа. Общее число видов меньше их суммы из разных областей по причине нынешней и прошлой встречаемости части видов в нескольких областях.

щие материковых фаун представлены и теперь теми же либо слегка изменившимися видами. Чем обусловлена такая разная судьба? Ведь до вюрма большие и малые звери вымирали в сходной пропорции (Savage, Russel, 1983).

Климатисты — сторонники климатических версий вюрмских вымираний считают, что крупные растительноядные уничтожены изменениями климата прямо или опосредованно — через преобразование ландшафта и пищевую конкуренцию с мелкими фитофагами. Считается, что большой рост — помеха в такой конкуренции, что, например, «... в случае сильной засухи мастодонта одолеет кролик или еще более невзрачный противник...», лишающий гиганта остатков травы (Morris, 1895, p. 255; Hester, 1967, p. 188). По Д. Гилди (Guilday, 1967) выжившие копытные осуществили констрикцию — конкурентное удушение крупных фитофагов вюрма в сократившихся и (или) изменившихся ввиду изменений климата биотопах. Крупным животным нужно больше воды и пищи, труднее, чем мелким, найти убежище, их популяции сравнительно малочисленны, смена поколений — длительна. Отсюда — вывод о пониженной стойкости крупных растительноядных к изменениям физико-географической среды, лежащий в основе всех климатических концепций.

Вывод сей — очень спорен. Крупные звери лучше мелких переносят жару, холод и голод, реже гибнут от болезней, хищников, пожаров и наводнений (Северцов, 1951; Пианка, 1981). Сила, выносливость и подвижность, позволяющие противостоять враждебным воздействиям, частью обусловлены специальными приспособлениями различных органов и тканей, частью же — просто следствие большого роста: шаг слона несопоставим с шагом мыши. Активно преодолевая невзгоды, крупные звери меньше нуждаются в убежищах, чем мелкие. Повышенная потребность в воде и пище уравновешена повышенной способностью их добывать и использовать. Оную способность обеспечивают те же сила, выносливость и подвижность, а также сообразительность и особенности физиологии пищеварения. Крупные растительноядные обычно многояднее мелких, менее требовательны к качеству корма, лучше усваивают его благодаря длительному нахождению в кишечнике. Сама величина и «ненасытность» крупных растительноядных не позволяют им быть стенофагами и стенобионтами, вынуждают приспосабливаться к эффективному использованию кормов из различных биотопов, типов и ярусов растительности. Крупные фитофаги — преимущественно стадные формы. Вместо индивидуальных участков, типичных для грызунов, они имеют общее пастбище. Выпас стада в естественных условиях делает пастбище продуктивнее для каждой особи, чем оно было бы при одиночной пастьбе (McNaughton, 1984; и др.).

В силу перечисленных особенностей (и вопреки взглядам климатистов) крупные фитофаги обычно доминируют над мелкими в экосистемах. Первые успевают наесться, пока вторые спасаются от хищников или неактивны во время суточных снижений температуры (насекомые, многие грызуны). Тем самым ограничиваются запасы пищи для мелких конкурентов и затрудняется их чрезмерное размножение. Теоретическая возможность победы «кролика» над «мастодонтом» (см. выше) не обрела фактического подтверждения: случаи подавления толстокожих грызунами или зайцеобразными не отмечались. Зато показано (Grayson, Hassall, 1985), что кролики подавляют в Англии численность бурой кобылки (*Chortippus brunneus*) по отношению к которой «мастодонтами» являются они сами. В аридных районах США толсторогий баран (*Ovis canadensis*) угнетается не многочисленными грызунами и насекомыми, а единственным более крупным конкурентом — одичавшим ослом (Mills, 1982). Кормовая и биотопическая специализация африканских копытных также является следствием приспособления их друг к другу и к хищникам, а не к давлению грызунов. В короткотравных злаковниках Серенгети (Танзания) плотность зайцев, грызунов и саранчовых ограничена копытными, поедающими почти весь прирост фитомассы (Sinclair, 1975). Поэтому и колебания численности мелких фитофагов не приобретают здесь характера вспышек массового размножения — единственного случая, когда мелкие фитофаги подрывают кормовую базу гораздо более крупных. Но при этом они подрывают и собственную кормовую базу либо приводят в действие иные механизмы прекращения вспышек. Как правило, вспышки заканчиваются, не вызвав даже локального уничтожения эврибионтных крупных фитофагов. Они никогда не приводят к превращению саранчи, леммингов и т. п. в стабильных доминантов.

Случаи подавления крупных копытных относительно мелкими лишь ограниченно подтверждают возможность вюрмской констрикции, ибо часто связаны с исключением

хищников из экосистем по вине человека. Олени, лани и косули угнетали беловежских зубров (Kowalski, 1967) потому, что размножились в отсутствии волков. Яванский носорог в заповеднике Уджунг-Кулон проигрывает неестественную конкуренцию с одичавшим скотом и бантенгами не только из-за изменения биотопов, но и вследствие вымирания тигров (What ... Rhinos?, 1982). В африканских парках, где много хищников, картина обратная — слоны, бегемоты и буйволы оставляют небольшим копытным относительно малую часть травостоя (Lock, 1972; и др.).

С позиций теории констрикции слоны должны быть наименее конкурентноспособными формами. В этой связи любопытна ненамеренная «экспериментальная проверка» этой теории. «Полигоном» послужили окруженные антропоценозами африканские парки, особенно Цаво (Кения). Здесь имелось все, чего требовала теория — многие фитофаги разной величины конкурировали на ограниченной территории за ограниченные же запасы воды и пищи в условиях сильнейших засух 1960—1961 и 1970—1971 гг. и резкого изменения биотопов перевыпасом (саванна и буш превратились в открытый злаковник и местами в полупустыню). Но результат теории не соответствовал: гиганты оказались сильнейшими конкурентами благодаря крайней эвритопности и многоядности, способности кормиться во всех ярусах от подземного до высоких крон и добывать воду в засуху, низкой смертности при высокой продолжительности жизни. Уничтожая деревья, кусты и траву, они вызвали гибель или уход из парка самых различных копытных. Пришлось отстрелять избыток слонов (Laws, 1970; Насимович, 1975; Вагнер, Шнейдерова, 1984). Исход «эксперимента» закономерен, учитывая, что оба вида слонов еще недавно населяли большее разнообразие биотопов, чем любое другое растительноядное Палеотропики.

Сравнительная малочисленность и медленное воспроизводство гигантов — полезные свойства, препятствующие истощению кормовых ресурсов (Северцов, 1951). Утверждения, будто они же ограничивают эволюционный потенциал и предрасполагают к вымиранию (Fowler, MacMahan, 1982; Симпсон, 1983), противоречат истории амблипод, титанотериев, носорогов, хоботных и других кайнозойских гигантов. Эти животные процветали многие миллионы лет, эволюируя не медленнее синхронных им мелких зверей, подвергавшихся вымираниям ничуть не меньше, чем гиганты (Габуния, 1969; Savage, Russel, 1983). Низкая численность популяций компенсируется их текучестью (Пианка, 1981): подвижность особей ускоряет распространение выгодных признаков между демами. Еще важнее, что подлинный отбор, основанный на избирательном воспроизводстве, действует у крупных зверей интенсивнее, чем у мелких, среди которых преобладает неизбирательная гибель (Северцов, 1951).

Итак, крупные наземные фитофаги, особенно слоны, суть высокоэврибионтные формы, обладающие не пониженными, а повышенными конкурентоспособностью и стойкостью к неблагоприятным природным воздействиям. Казалось бы этими свойствами должны были обладать и плейстоценовые исполины. Однако климатисты утверждают обратное, зачастую противореча фактам, приводимым в своих же работах. В качестве примера рассмотрим господствующую доныне версию гибели мамонта, шерстистого носорога, овцебыка, северных лошадей и бизонов из-за «ландшафтной катастрофы» — замещения вюрмской тундростепи современными фитоценозами (Vereshchagin, 1967; Верещагин, 1988 и мн. др.; Kowalski, 1967; Reed, 1970; Шер, 1971 и др., Sher, 1986; Величко, 1973; Гатри, 1976; Guthrie, 1990; Томирдиаро, 1977 и др.; Вангенгейм, 1977; Верещагин, Барышников, 1985; Ukraintseva, 1985; Musil, 1985; Алексеева, Тихомиров, 1989; и мн. др.). Считается, будто мамонт со спутниками были стенобионтными криоксерофилами, неспособными прокормиться в воцарившихся лесах, болотах и тундрах, что они погибали в жиже от таяния вечной мерзлоты и от оттепелей зимой: при смене оттепели морозом они, де, не могли добывать корм из-под наста, а намокшая шерсть мамонта, рассчитанная на сухой холод, промерзала до кожи, превращаясь в ледяной панцырь.

Почему животные не погибли в межледниковья? Одни авторы полагают, что звери выжили в сухих степях Монголии и Забайкалья (Томирдиаро, 1977), другие — что тогда сохранялись климатогенные тунд-

ростепи (Шер, 1971, Sher, 1986 и др.; Гатри, 1976; Guthrie, 1990), третьи — что животные не утратили еще экологической пластичности (Kowalski, 1967; Вангенгейм, 1977).

Облигатную криоксерофильность мамонта обосновывают, исходя из приспособленности к сухому холоду тундростепной биоты. В числе прочих доводов указывают на присутствие сайги во многих мамонтовых фаунах. Сайга не может жить в лесах, добывать корм из-под снега глубже 20 см, ходить по вязкой почве. Отсюда — вывод, будто и мамонт с носорогом страдали «лесо-», «снего-» и «болотобоязнью» (Величко, 1973; Томирдиаро, 1977 и др.).

Странный вывод, если вспомнить, насколько ноги-«спички» сайги непохожи на «тумбы» толстокожих. К тому же ноги мамонта обладали подпальцевой соединительнотканой подушкой, расплывавшейся при опоре. Благодаря такой подушке слоны легко идут и по пескам пустыни (Clements et al., 1984) и по трясинам, губительным для других животных (Бауэр, 1964; и др.). И почему именно по сайге надлежит оценивать снегоборческие способности мамонта? Почему, например, не по лесному бизону Канады, почти идентичному морфологически (Флеров, 1977) восточносибирским бизонам мамонтовых фаун? Бизон сей копытит 70-сантиметровый снег (Guthrie, 1990) и шутя справляется с настом, благодаря особому устройству копыт. Говоря о губительности наста для носорога и мамонта, не забываем ли мы о губительности для наста прохождения самосвала?

Ледяной панцырь, в который якобы превращалась намокшая в оттепель мамонтовая шерсть — недоразумение, основанное на посмертном разрушении сальных желез у части трупов. Поскольку такие железы в действительности имелись (Горбачев, Задальский, 1989), шерсть мамонта не намокала бы и не промерзала бы, по крайней мере в прикожном слое. Наконец, во внутренних частях Восточной Сибири и Монголии «кошмар оттепелей» животным вообще не грозил: зимы и в голоцене остались суровыми, но мало- и рыхлоснежными.

Даже в самую холодную и сухую эпоху поздневюрмского пленигляциала тундростепь не была для мамонта и его спутников единственной средой обитания. Вопреки крайним утверждениям (Величко, 1973; Томирдиаро, 1977) тундростепи 24—14 т. л. н. не занимали всю внетропическую Евразию. В ряде стран Европы (Stuart, 1974; Musil, 1985), включая часть Украины (Сиренко, Турло, 1986; и др.) и на юге Сибири (Оводов, 1977) мамонтовый комплекс населял ландшафты с сосновыми, березовыми, ивовыми и можжевеловыми рощицами и редколесьями, удачно названные криофитными саваннами (Верховская, 1988). По-видимому и часть других территорий была занята не безлесными тундростепями, а наиболее криофитной лиственничной саванной: присутствие лиственницы не всегда уловимо по пыльцевым спектрам (Верховская, 1988; и др.). В Белоруссии сохранялась не только лиственница, но и менее сухостойкая ель (Назаров, 1984). В Италии, на юге Франции и севере Испании мамонтовый комплекс населял лесостепи (Freeman, 1973; Musil, 1985; и др.), а в Приморье (Оводов, 1977) и на северо-востоке Китая (Liu, Li, 1984 и др.) — откровенную хвойно-березовую тайгу, да еще и с примесью широколиственных.

Разнообразию ландшафтов последнего пленигляциала соответствует разнообразие фаун, включавших мамонта. Если среди насекомых востока Сибири действительно доминировали тундростепные криоксерофилы (некоторые долгоносики родов *Stephanocleonus*, *Coniocleonus* и *Trichalophus*, пилюльщик *Chrysobyrrhulus rutilans*, щитник *Aelia frigida* и др.), то в Белоруссии их роль уже была невелика (Назаров, 1984). Там сохранялось даже таежное двукрылое *Xylophagus cinctus*, облигатно развивающееся в древесине хвойных. В Англии тундростепные ксерофилы не найдены вовсе (Coope — цит. по Назаров, 1984). Имеются и другие различия поздневюрмской энтомофауны на западе и востоке ареала мамонтов, доказывающие прогрессирующее снижение континентальности климата к западу (Назаров, 1984). О том же свидетельствуют териофауны. Если Сибирь и восток Европы населял тундростепной заяц *Lepus tanaiti-*

cus (Вангенгейм, 1977; Раковец, 1985), то в Западной Европе жил беляк: именно его, а не *L. tanaiticus* реликтовые популяции сохранились в Ирландии, Альпах и Пиринеях. Мамонты жили и в зоне господства степных и тундровых грызунов, и там, где последним сопутствовали лесные и мезофильные полевки и мыши, и там, куда лемминги (а также сайга) вовсе не проникали (Испания, большая часть Италии, Приморье, обширные районы Китая). Известно много находок мамонта, особенно на западе ареала, не только со степными и тундровыми, но и с лесными и луговыми животными, вплоть до кролика, лесного кота, тура, кабана, дикобраза, свидетельствующих о достаточно мягком климате (Freeman, 1973; Stuart, 1974; Musil, 1985). В Приморье мамонта со спутниками окружали обитатели тайги и широколиственных лесов Дальнего Востока (Оводов, 1977). Все это доказывает, что мамонты меньше большинства выживших зверей зависели от типа ландшафта и климатических градиентов.

В раннем и среднем вюрме европейские мамонты поздней формы населяли мозаичные лесолуговые, лесостепные, лесотундровые ландшафты при климате от мягкого до сурового, но не ультраконтинентального (Stuart, 1974; Musil, 1985; и др.). Гораздо меньше, чем для позднего вюрма, совместных находок мамонта и сайги. Естественно, что она не населяла, например, заболоченные тундры с редкими березами по речным долинам в бассейне Нижнего Иртыша во время зырянского гляциала. А мамонт здесь был со всеми крупными спутниками, включая лошадь с широкими копытами, приспособленными специально для вязкой почвы (Вангенгейм, 1977).

Крайние климатисты считают (Величко, 1973), что даже климат Якутии недостаточно континентален для мамонта. Почему же тогда животное не покинуло Англию (Stuart, 1974) в мегаинтерстадиал, когда там стало в 2—4 раза влажнее, чем в разных частях современной Якутии (Lockwood, 1979)? В теплые эпизоды мегаинтерсталиала (каргинского межледниковья) тундростепь не могла уцелеть и на востоке Сибири. Там на тысячи лет становилось теплее и влажнее, чем теперь, леса продвигались на 100—150 км северней нынешней границы (Караваев, Скрябин, 1971; Ложкин, 1976; и др.). Мамонт со спутниками жили здесь в пышных криофитных саваннах (Верховская, 1988; и др.), но не избегались и заболоченные лиственичные редколесья, кустарниковые тундры и лесотундры (Ukraintseva, 1985).

Выходит, мамонты вюрма не утратили пластичности предков, тоже населявших (Stuart, 1974; Вангенгейм, 1977; и др.) разнообразные ландшафты. Следовательно, отпадает одно из объяснений климатистов для переживания мамонтами межледниковий. Несостоятельны и остальные.

В отличие от голоцена в межледниковья на востоке Сибири и Аляске сохранялись обширные луговые и остепненные формации, вскармливавшие соответствующую энтомо- и териофауну (Вангенгейм, 1977; Киселев, 1981; Верховская, 1988; и др.). Это подтверждает идею сохранения в межледниковья зональной тундростепи по климатическим причинам (Шер, 1971 и др., Гатри, 1976, Guthrie, 1990) только на первый взгляд, ибо в оптимумы рисс-вюрма и миндель-рисса по всему северу Евразии становилось теплее и влажнее, чем теперь (Величко, 1973; Сиренко, Турло, 1986; и др.). Могло ли это не касаться Мегаберингии? По А. В. Шеру (1971, с. 110) межледниковья в Восточной Сибири были «холодными», а лесная зона в оптимум рисс-вюрма продвинулась к северу «всего на 200—300 км». Автор не уточнил, что речь шла о продвижении леса севернее его современной границы (Караваев, Скрябин, 1971 и др.), а вовсе не таковой в предшествовавшее ледниковье. Могла ли тундростепь поддерживаться тогда охлаждающим влиянием Полярного бассейна (Шер, 1971), если ряд далеко не арктических моллюсков продвинулся севернее, чем в любую из фаз голоцена (Hopkins, 1982)? Например мидия (*Mytilus edulis*) достигла о. Врангеля (там же). Лиственница даже на Чукотке продвинулась до Ледовитого Океана (Ложкин, 1976), ель — до низовьев Лены, Яно-Колымия покрылась тайгой, сходной с растущей ныне на тысячу километров южнее, а в центральной Якутии стало на 7—10 °С теплее, чем теперь (Караваев, Скрябин, 1971). Зато повышенное, в сравнении с голоценовым, ув-

лажняющее воздействие океана сомнений не вызывает — не только температура, но и уровень моря были выше (Hopkins, 1982). Континентальность климата внутренних частей Мегаберингии, занятых лесами и криофитными саваннами, была ниже нынешней (Караваев, Скрябин, 1971; Hopkins, 1982; Верховская, 1988), а в приморских районах и вовсе воцарились влажный климат и тундры (Юрцев, 1976). Поэтому допущения, будто межледниковый климат Аляски и восточной Сибири был если не холоднее, то хотя бы суше нынешнего (Sher, 1986; Guthrie, 1990), тоже лишены оснований. Очевидно, луговые и степные фитоценозы занимали в межледниковья большую площадь, чем в голоцене, несмотря на еще менее благоприятный для них климат. Причиною тому был фактор неклиматической природы.

Вопреки С. В. Томирдиаро (1977) мамонты рисс-вюрмского оптимума не «отсиживались» в сухих и холодных степях Монголии и Забайкалья, а оставили лишь Западную Европу, занятую лесным слоном (Kurten, 1986; Stuart, 1974). Вместе с шерститым носорогом, лошадью и бизоном они процветали не только в криофитных саваннах Восточной Сибири (Вангенгейм, 1977; Верховская, 1988), но и в теплых лесостепях Краснодарского края и Воронежской обл. (Алексеева, 1980). Во вторую половину рисс-вюрма мамонты вернулись в Западную Европу, не дожидаясь ни исчезновения лесов, ни ухода лесных слонов и носорогов за Альпы и Пиринеи: в постоптимальную фазу они достигли Англии (Stuart, 1974), а в заключительную — Палестины (Tchernov, 1984).

Будь мамонты тундростепными стенобионтами, они повсюду вымирали бы строго синхронно потеплениям ана- и постгляциала по мере деградации перигляциальных ландшафтов. Вместо этого мамонты Китая вымирают в самый разгар максимального похолодания (Liu, Li, 1984), а таковые Крыма (Бибикова, Белан, 1989; и др.), Кавказа (Верещагин, Барышников, 1985) и Ближнего Востока (Tchernov, 1984) — даже до его начала. В Вюртемберге (Kurten, 1968), Западной Украине (Богуцкий и др., 1974) и бассейне Печоры (Бадер, 1974) сокращение численности мамонтов также происходило на фоне усиления континентальности климата. Не прослеживается четкой связи депрессии европейских мамонтов с колебаниями климата в анагляциале (13,5—10 т. л. н.). В потепление беллинг они сохраняются даже в Англии, несмотря на присутствие насекомых достаточно влажного бореального климата (жук *Aphodius prodromus*, муха *Phormia terraenovae*) (Coope, Lister, 1987). А в последующие дриасовые похолодания они неизвестны из Англии, Польши и Венгрии, несмотря на господство перигляциальной флоры и фауны (сайга, северный олень, лемминги, сеноставка и др.) (Stuart, 1974; Musil, 1985). И в остальной Европе мамонты моложе 12,5 т. л. н. известны по единичным находкам (Coope, Lister, 1987; Алексеева, Тихомиров, 1989). Почему возврат холодов не восстановил угнетенные популяции и не обновил их притоком особей из Сибири? Утверждение, будто нескольких сотен лет дриасовых похолоданий не хватало для расселения толстокожих (Reed, 1970) противоречит поразительной скорости заселения подвижными животными подходящих местообитаний (Вангенгейм, 1977). Очевидно, и в Сибири плотность популяций была ниже емкости среды — лишь в таком случае вид не расселяется.

Если в Европе крах мамонтов отчасти опередил окончательное исчезновение перигляциальных ландшафтов, то в Сибири хоботные оказались долговечнее последних тундростепей. Это доказывает труп мамонта, жившего около 9,6 т. л. н. на Гыданском полуострове в лесотундре при климате теплее нынешнего и достаточно влажном (Юрибейский мамонт, 1982). Хорошая упитанность трупа противоречит идее (Ukraintseva, 1985) о непригодности для мамонтов растительности теплых эпох Сибири, якобы вызвавшей кормовую дегенерацию. Противоречит эта теория и переживанию мамонтами межледниковий.

Наконец, на о. Врангеля мамонты доживают даже до среднего голоцена — 7,3—4,7 т. л. н. (доклад С. Л. Вартаняна, Ленинград, 15.05.1991 г).

Окончательный крах тундростепи пережили также сибирские овцебыки и бизоны,

а быть может, и лошади. Считают, что мамонтов и овцебыков погубило дальнейшее потепление, усилившее заболоченность и толщину снега (Юрибейский мамонт, 1982; Верещагин, Барышников, 1985). Но почему животные упорно держались в районах с капризной погодой? Что погубило их в устойчиво континентальных внутренних регионах? Малоснежных сухих мест, пригодных для овцебыка, мало в тундрах, но достаточно в Монголии, Забайкалье и на Байкало-Патомском нагорье. Последнее было населено овцебыками и прочими вымершими фитофагами мамонтового комплекса в эпоху рисс-вюрма (Верховская, 1988).

Шерстистому носорогу исчезновение тундростепи угрожало еще меньше, чем другим видам. Он возник в сухих степях Центральной Азии, оставшись в них и после внедрения в мамонтовые экосистемы. Вид был даже обычнее в почти избегавшихся мамонтом степях Монголии и Забайкалья, чем в собственно перигляциальных формациях (Вангенгейм, 1977). Совершенно непонятно, почему он здесь вымер, учитывая, что при переходе от вюрма к голоцену тут не происходило значительной перестройки ландшафтов (Калмыков, 1987).

Иногда гибель мамонтового комплекса связывают не столько с размахом, сколько с быстротой перемены климата на рубеже голоцена. Но на рубеже рисс-вюрма климат менялся не медленней (Martin, 1984). Не новы и кратковременные (200—1000 лет) колебания климата в конце вюрма, свойственные всем анагляциалам (Сиренко, Турло, 1986).

Н. Б. Верховская (1988) отвергает связь мамонта и его спутников с любыми ландшафтами, кроме криофитных саванн, травянистым компонентом которых были высокотравные луга. Луга эти поддерживались могучими потоками, струившимися из-под ледников, отчасти — термокарстовыми процессами в вечномерзлых почвах. Потоки, приносившие и перемешивавшие лесс, производили подобие вспашки. Не имея постоянных русел, они превращали равнины в колоссальные дельты. В ледниковья саванны смещались в Европу и на юг Сибири. В межледниковья они возвращались на северо-восток последней, где их питало таяние горно-долинных ледников и усиленный термокарст. В голоцене термокарст ослабел, ледники и «потоки-дельты» исчезли. Исчез и мамонтовый биом и крупные фитофаги, несовместимые ни с безлесьем, ни с лесами, ни с таежными редколесьями (Верховская, 1988).

Термин «криофитные саванны» в применении к плейстоценовым луговым и степным редколесьям северных стран очень удачен. Но мамонт и его спутники были связаны не только с ними. Ни весьма густая лесистость Приморья в позднем вюрме (Оводов, 1977) и ряда европейских стран в рисс-вюрме и миндель-риссе (Kurten, 1968, Stuart, 1974), ни полное безлесье тундростепей Чукотки во внутрикаргинский холодный эпизод (Ложкин, 1989) и большей части Мегаберингии в пленигляциал (Шер, 1971; Guthrie, 1990; и др.; доклады В. М. Макеева и С. В. Томирдиаро, Ленинград, 14.05.1991 г.) не отпугивали мамонтов и их спутников (кроме, частично, овцебыка).

Ни ледники, ни термокарст не являлись необходимым условием существования мамонтового биома. Какие ледники и какая вечная мерзлота создавали населенные мамонтами, шерстистыми носорогами, лошадьми и бизонами теплые лесостепи оптимума рисс-вюрма на юге Европейской России и парковый смешанный лес Англии в его постоптимум (Stuart, 1974)? Если рисские, то они растаяли за многие тысячелетия до этого времени, а если вюрмские, то они появились десятки тысячелетий спустя... И покровные, и горнодолинные льды повсюду усиленно таяли только в эпохи деградации оледенений, а не на протяжении большей части рисс-вюрма или миндель-рисса. Коль даже в голоцене они быстро растаяли настолько, что «луготворящие» потоки иссякли, то тем более это должно было случиться (и случилось!) в более теплые межледниковья. Стабилизация климата снизила бы, как и теперь, и интенсивность термокарста. Очевидно, совсем иной фактор создавал криофитные саванны в межледниковья.

Не менее веские возражения существуют против климатических версий вымирания вюрмских гигантов других климатических зон и материков (Пучков, 1989 а, 1989 б). Эти животные тоже были эврибионтами, выдержавшими многократные климатические колебания плейстоцена.

«Уморить» полизонала, подобного мамонту, исчезновением одной или двух, пригодных для него растительных формаций, столь же немыслимо, как извести африканских слонов замещением тропических саванн и злаковников болотами и лесами. Погибло бы множество антилоп, но не слоны, живущие (или жившие недавно) в лесах, включая заболоченные, и во всех горах Африки при любых палеотропических, средиземноморских и капских растительных формациях. Зато в преобразовании слоны играют колоссальную роль, требующую особого рассмотрения.

Алексеева Л. И. Особенности териокомплекса последнего межледниковья Русской равнины // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене.— Л., 1980.— С. 68—74.
Алексеева Л. И., Тихомиров С. В. Конечная фаза развития позднеледниковой фауны // Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии.— Л., 1989.— С. 111—118.
Бадер О. Н. Человек... северного края европейской ойкумены в верхнем палеолите // Первобытный человек... и природная среда в плейстоцене и голоцене.— М., 1974.— Ч. 1.— С. 117—125.
Бауэр Г. Книга о слонах.— М.: Мысль, 1964.— 160 с.
Бибикова В. И., Белан Н. Г. Локальные варианты позднепалеолитического териокомплекса... // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биол.— 1989.— 84, № 3.— С. 3—14.
Богуцкий А. Б., Савич В. П., Татаринов К. А. Природа и развитие первобытного общества на территории... Волыни // Первобытный человек... и природная среда в плейстоцене и голоцене.— М., 1974.— Ч. 1.— С. 143—148.
Вагнер И., Шнейдерова Н. Царь зверей — не лев.— Братислава : Обзор, 1984.— 210 с.
Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии.— М.: Наука, 1977.— 172 с.
Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене.— М.: Наука, 1973.— 253 с.
Верещагин Н. К. Палеогеография... мамонтовой фауны... // Общая и региональная териогеография.— М.: Наука, 1988.— С. 19—32.
Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде северной Евразии // Млекопитающие северной Евразии в четвертичном периоде.— Л., 1985.— С. 3—38.
Верховская Н. Б. Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения // Журн. общ. биол.— 1988.— 49, № 1.— С. 70—83.
Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих.— Тбилиси : Мецниереба, 1969.— 234 с.
Гатри Р. Влияние ... среды на ... вымирание млекопитающих Берингии // Берингия в кайнозое.— Владивосток, 1976.— С. 296—322.
Горбачев А. Л., Задальский С. В. Морфология кожи мамонта... // Зоол. журн.— 1989.— 68, № 3.— С. 107—114.
Калмыков Н. П. Основные особенности природной среды позднего плейстоцена Забайкалья // Природная среда и древний человек в позднем антропогене.— Улан-Удэ, 1987.— С. 21—30.
Караваев М. Н., Скрябин С. З. Растительный мир Якутии.— Якутск, 1971.— 128 с.
Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые северо-восточной Сибири.— М.: Наука, 1981.— 116 с.
Ложкин А. В. Растительность Западной Берингии в позднем плейстоцене... // Берингия в кайнозое.— Владивосток, 1976.— С. 72—77.
Назаров В. И. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным (антропоген).— М.: Наука, 1984.— 96 с.
Насимович А. А. Африканский слон.— М.: Наука, 1975.— 56 с.
Оводов Н. Д. Позднеантропогеновая фауна млекопитающих юга Уссурийского Края // Фауна и систематика позвоночных Сибири.— Новосибирск, 1977.— С. 157—177.
Пианка Э. Эволюционная экология.— М.: Мир, 1981.— 400 с.
Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене : предполагаемый механизм кризиса.— Киев, 1989 а.— 60 с. (Препр./ АН УССР. Ин-т зоол.; 89.8).
Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене : региональные аспекты.— Киев, 1989 б.— 60 с. (Препр./ АН УССР. Ин-т зоол.; 89.7).
Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-днепровского позднего палеолита.— Киев : Наук. думка, 1985.— 168 с.
Северцов С. А. Проблемы экологии животных.— М.: Изд-во АН СССР, 1951.— 171 с.
Симпсон Д. Великолепная изоляция.— М.: Мир, 1983.— 256 с.
Сиренко Н. А., Турло С. И. Развитие почв и растительности Украины в плиоцене и плейстоцене.— Киев: Наук. думка, 1986.— 188 с.
Томирдиаро С. В. Изменение физико-географической обстановки ... как основная причина вымирания ... мамонтового комплекса // Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР.— Л., 1977.— С. 64—71.
Флеров К. К. Бизоны северо-восточной Сибири // Там же.— С. 39—56.
Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия крайнего северо-востока СССР и Северной Америки.— М.: Наука, 1971.— 310 с.
Юрибейский мамонт / Под ред. В. Е. Соколова.— М.: Наука, 1982.— 160 с.

Юрцев Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое : синтез // Берингия в кайнозое.— Владивосток, 1976.— С. 202—212.
Clements B., Loulit B., Owen-Smith G., Viljoen P. A trust ... wildlife in Namibia // Oryx.— 1984.— **18**, N 4.— P. 215—217.
Coope G., Lister A. M. Late-glacial mammoth skeletons from ... England // Nature.— 1987.— **330**, N 6147.— P. 472—474.
Freeman L. G. The significance of mammalian faunas ... in Cantabrian Spain // Am. Antiq.— 1973.— **38**, N 1.— P. 3—44.
Fowler C., MacMahan J. Selective extinction and speciation ... // Am. Nat.— 1982.— **119**, N 4.— P. 480—498.
Grayson F., Hassall M. Effects of rabbit grazing on ... Chortippus brunneus ... // Oikos.— — 1985.— **44**, N 1.— P. 27—34.
Guthrie R. D. Frozen fauna of the mammoth steppe.— Chicago; London : Univ. Chicago Press, 1990.— 323 p.
Guilday J. Differential extinction during late pleistocene and recent times // Pleistocene extinctions.— New Haven; London : Yale Univ. Press, 1967.— P. 121—140.
Hester J. The agency of man in animal extinctions // Ibid.— P. 169—192.
Hopkins D. M. The Paleogeography and climatic history of Beringia ... // Inter-Nord.— 1982.— N 12.— P. 121—150.
Kowalski K. The pleistocene extinctions ... in Europe // Pleistocene extinctions.— New Haven; London, 1967.— P. 349—364.
Kurten B. Pleistocene mammals of Europe.— London, 1968.— 317 p.
Kurten B., Anderson E. Pleistocene mammals of North America.— New York, 1980.— 442 p.
Laws R. M. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa // Oikos.— 1970.— **21**, N 1.— P. 1—15.
Liu T.-S., Li X.-G. Mammoths in China // Quarternary extinctions.— Tucson : Univ. Arizona Press, 1984.— P. 517—527.
Lock J. M. The effects of Hippopotamus grazing on grasslands // J. Ecol.— 1972.— **60**, N 2.— P. 445—467.
Lockwood J. Water balance of Britain (60000 yr. B. P. to the present Day) // Quarternary Res.— 1979.— **12**, N 3.— P. 297—310.
Martin P. S. Prehistoric overkill : the global model // Quarternary extinctions.— Tucson, 1984.— P. 354—403.
McNaughton S. J. Grazing lawns : animals in herds, plant form and coevolution // Am. Nat.— 1984.— **124**, N 6.— P. 863—886.
Mills S. The burros in Death Valley // Oryx.— 1982.— **16**, N 5.— P. 411—414.
Musil R. Palaeobiogeography of terrestrial communities ein Europe during the last glacial., Brno, 1985.— 83 p.
Reed C. A. Extinction of mammalian Megafauna in the Old World late Quarternary // Bioscience.—1970.— **20**, N 5.— P. 284—288.
Savage D. E., Russel D. E. Mammalian palaeofaunas of the world.— London etc.. 1983.— 432 p.
Sher A. V. On the history of Mammal fauna of Beringia // Quarterpalaontol.— 1986.— **6**. P. 185—193.
Sinclair A. R. The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems // J. Anim. Ecol.— 1975.— **44**, N 2.— P. 497—520.
Stuart A. J. Pleistocene history of the british ... fauna // Biol. Revs Cambridge Phil. Soc.— 1974.— **49**, N 2 — P. 225—266.
Tchernov E. Faunal turnover and extinction rate in the Levant // Quarternary extinctions.— Tucson, 1984.— P. 528—552.
Ukraintseva V. V. Forage of the large mammals of the epoch of the mammoth // Acta zool. Fenn.—1985.— N 170.— P. 215—220.
Vereshchagin N. K. Primitive hunters and Pleistocene extinctions in the Soviet Union // Pleistocene extinctions.— New Haven; London, 1967.— P. 365—398.
What future for Javan Rhinos? // Oryx.— 1982.— **16**, N 5.— P. 393—394 (анонимная заметка).

Институт зоологии АН УССР (252601 Киев)
Получено 20.06.91

Некомпенсовані вюрмські вимирання. 1. Найкрупніші рослиноїдні: еври- чи стенобіонти? Пучков П. В.— Вісн. зоол., 1991, № 5.— Рослиноїдні гіганти вюрмської доби були еврибіонтами і ніяк не могли бути знищені змінами клімату.

Uncompensated Würm Extinctions. 1. Largest Herbivores: Eury- or Stenobiotic Forms? Putshkov P. V.— Vestn. zool., 1991, N 5.— Herbivorous Würm giants were polyphagous and eurybiotic forms like recent thick skinned animals. By any rate they could be exterminated by climatic changes or by climatogenic landscape changes at the Würm end. The giant animals have survived such changes many times at the end of former glaciations.